

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年 6月 1日現在

機関番号：33906

研究種目：基盤研究（A）

研究期間：2009～2012

課題番号：21255006

研究課題名（和文） アフリカ産オナガザル科霊長類の生存戦略と形態の関連

研究課題名（英文） Relations between survival strategies and morphology of African cercopithecids

研究代表者

五百部 裕 (IHOBE HIROSHI)

椋山女学園大学・人間関係学部・教授

研究者番号：20252413

研究成果の概要（和文）：アフリカに生息するオナガザル科霊長類の生存戦略、とくに採食戦略と彼らの顎や歯の形態との関連を調べた。その結果、グエノン同士の間でも採食植物に相違が見られ、堅い葉を採食する種は、頑丈な顎を持ち、歯もすり減りに対して適応した特徴を持つことが明らかになった。また消化器官が特殊化しているコロブスは、グエノンとは違った方向で堅い葉の採食に形態的に適応していることも明らかになった。

研究成果の概要（英文）：Relations between survival strategies and morphology of jaws and teeth among African cercopithecids were investigated. The differences of used plant foods among guenons were found. L'hoest's monkeys (*Cercopithecus lhoesti*), which frequently fed on hard leaves, had strong jaws and teeth adapting to wear down. Colobus monkeys, which have specialized digestive organs, morphologically adapted to feed on hard leaves by different ways of guenons.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	6,900,000	2,070,000	8,970,000
2010年度	6,200,000	1,860,000	8,060,000
2011年度	5,500,000	1,650,000	7,150,000
2012年度	4,000,000	1,200,000	5,200,000
年度			
総計	22,600,000	6,780,000	29,380,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：自然人類学

キーワード：コロブス・グエノン・採食生態・形態学的解析・進化・種間比較

1. 研究開始当初の背景

(1) 中新世のオナガザル上科の生活史の復元

アフリカの新世の地層からは多様な類人猿の化石が産出するのに対し、現生のアフリカ産大型類人猿は、ゴリラ、チンパンジー、ピグミーチンパンジー（ボノボ）の3種のみが知られている。一方、現生のアフリカ産オナガザル上科霊長類は、多様な環境下に多様

な種の生息が知られているのに対して、中新世の地層から産出する種数は少ない。こうした「逆転現象」は、オナガザル上科霊長類の種数の増加にともなって、類人猿が彼らとの競合関係に敗れ、その結果類人猿の種数が減少していったという形で説明されることが多い。しかし、その詳細はいまだ明らかになっていない。その一つの原因は、中新世のオ

ナガザル上科霊長類が生活していた環境の復元が不十分なことも相まって、彼らの生存戦略や適応様式の進化史がはっきりしないことにある。

(2) 社会生態学的研究と形態学的研究の有機的連携

現生のアフリカ産オナガザル科霊長類についての野生種を対象とした社会生態学的研究は、1950年代後半からアフリカ各地で行われてきた。その結果、彼らの採食戦略や対捕食者戦略、さらには混群形成をはじめとする適応様式などに関して、数多くの知見が得られてきた。しかしながらこれらの研究のほとんどは、現生種の適応様式の解明を主目的として行われてきており、彼らの進化史の復元を視野に入れた研究は少ない。とくに社会生態学的分析と頭蓋や歯の形態学的分析を同時に扱った研究はほとんどないのが現状である。そこで、アフリカ産オナガザル科霊長類の生存戦略、とくに採食戦略を歯や頭蓋といった採食に直接関係する部位の形態学的な解析と関連づけて考察することを目的とする本研究を構想した。

2. 研究の目的

(1) 本研究は、現生のアフリカ産オナガザル科霊長類の生存戦略と適応様式の解明を手がかりにして、彼らの進化史を復元し、アフリカ大陸における中新世から鮮新世にかけての類人猿や人類とオナガザル上科霊長類の間の競合関係の様相を明らかにすることを最終目標とする研究の一環をなす。

(2) 本研究ではその第一段階として、アフリカに生息するオナガザル科霊長類のうち、樹上での活動が中心で葉食者であるコロブス類と、やはり樹上での活動が中心ではあるが果実食者であるグエノン類という、異なる生態的特徴を持つ分類群に焦点を当て、環境が異なる三つの調査地での行動観察ならびに彼らの食物そのものについての資料収集とその解析に加え、頭蓋骨や下顎骨、さらには歯の形態学的解析を行うことを通して、彼らの食物選択を中心とした採食戦略の特徴を明らかにすることを第一の目的とした。

(3) 調査対象とするオナガザル科霊長類と同所的に生息するチンパンジーやピグミーチンパンジーの行動観察も平行して行い、オナガザル科霊長類と類人猿の種間関係、とくに採食をめぐる競合関係の解明を目指すことを第二の目的とした。

3. 研究の方法

(1) 現地調査に基づく調査対象霊長類の行動や食物に関する資料収集と解析

① 現地調査は、以下の3ヶ所で行った。1) コンゴ民主共和国ワンバ地区、2) タンザニア共和国マハレ山塊国立公園、3) ウガンダ

共和国カリンズ森林。これら三つの調査地の主要な植生は、それぞれ、1) 熱帯降雨林、2) 疎開林、3) 常緑湿潤森林であり、環境条件が大きく異なっていた。

② 調査対象種

ワンバではアカコロブスとウォルフザル、アオザル、ピグミーチンパンジーを、マハレではアカコロブスとアオザルを、そしてカリンズではアビシニアコロブスとアオザル、アオザル、ロエストザル、チンパンジーを、それぞれ調査対象種とした。

③ 観察方法

いずれの種も、これまでに調査・研究が行われてきており、群れ単位、ないしはパーティ単位での追跡が可能な程度に人付けされていた。これらの種を現地の調査協力者とともに群れ（パーティ）を追跡し、スキャンサンプリング法を用いて、群れの位置、各個体の行動や利用している高さ、採食品目などを記録した。

(2) 形態学的解析

① 頭蓋骨および下顎骨の形態解析

京都大学霊長類研究所所蔵の高性能三次元デジタイザーMicroScribe-G2Xを用いて頭蓋骨および下顎骨の種内および種間の変異を調べた。これによって頭骨形態の種間変異を明らかにし、採食戦略が頭骨形態に与える影響を考察した。

② 歯の形態解析

右側の上顎および下顎大臼歯の歯型を京都大学霊長類研究所所蔵の末梢部定量的コンピューター断層撮像装置(pQCT)で撮像し、その断層画像から表面形状の三次元データを得、その解析から咬合面の凸凹度、稜線の長さを推定した。これにより歯の形態の種間変異を明らかにし、採食戦略が歯の形態に与える影響を考察した。

③ 歯のマイクロウェア解析

右側の上顎および下顎大臼歯の歯型を京都大学霊長類研究所所蔵の走査型電子顕微鏡下で観察し、マイクロウェアの単位面積あたりの数とマイクロウェアの長さおよび幅の計測をした。これにより実際にその動物がどの程度の硬さの食物をどのように咀嚼しているかを検討した。

以上の①～③の解析に使用する資料は、京都大学霊長類研究所やチューリッヒ大学人類学研究所博物館(スイス)、王立中央アフリカ博物館(ベルギー)などに所蔵されているものを利用した。

④ 植物の被採食部位の硬さ計測

硬さ計測器(硬度計)を調査地に持参し、それぞれの調査地において採取した、オナガザル科霊長類や類人猿が食べている植物(部位)の硬さを計測した。こうして得られた資料と頭蓋や歯の形態変異、マイクロウェアの特徴と比較することにより、食物と形態の関

係を検討した。

4. 研究成果

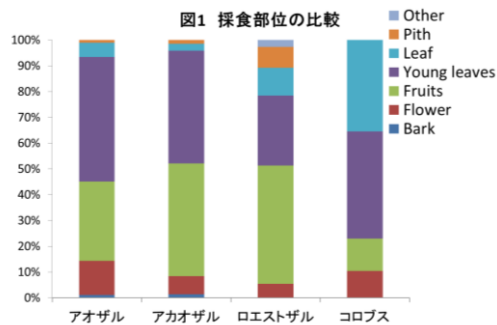
(1) ウガンダ共和国カリンズ森林における野外調査

①オナガザル科霊長類の植物性食物

1997年から断続的に調査された結果とこの科研費による4年間の調査によって、調査対象となった4種のオナガザル科霊長類は、それぞれ、アオザルで59種99部位、アカオザルで42種71部位、ロエストザルで32種37部位、コロブスで31種48部位の植物性食物を利用していることが明らかになった。

採食部位を比較したところ、グエノン3種（アオザル、アカオザル、ロエストザル）では、果実や若葉の割合が高く、成熟葉の割合は低かった。一方アビシニアコロブスでは果実の割合が低く、若葉や成熟葉の割合が高かった（図1、五百部他 2013）。

図1 オナガザル科4種の採食部位の比較（五百部他 2013より）



②オナガザル科霊長類の食物重複

調査対象4種の間での植物性食物の重複度を検討した。まず種レベルでの重複度を分析したところ、アオザルとアカオザルの重複度が高かった。アオザルが利用していた59種、アカオザルが利用していた42種のうち35種が両種で重複していた。一方ロエストザルでは、彼らが利用していた32種のうち20種がこの種のみが利用する植物で、他のグエノン2種とは違った種を利用していることが明らかになった。アビシニアコロブスが利用していた31種のうち、グエノン3種と重複して利用する植物が21種あり、グエノンとの重複度が高かった。

次に部位レベルで種間の重複度を分析した。その結果、種レベルの場合と同様、アオザルとアカオザルの重複度が高かった。一方、アビシニアコロブスが利用していた48部位のうち、グエノン3種と重複して利用していた部位は17部位にとどまり、グエノンとは違った部位を利用していることが明らかになった。ロエストザルでは、種レベルと同じく、アオザルやアカオザルとは違った部

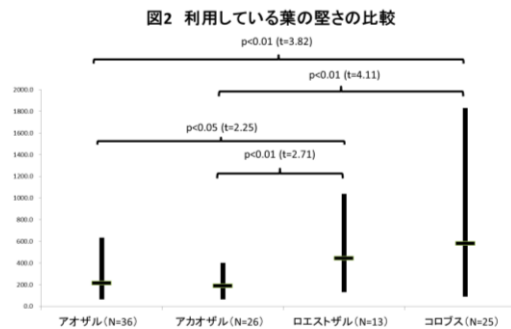
位を利用していた。

以上から、アオザルとアカオザルは同じ種の同じ部位を重複して利用していること、同じグエノンでもロエストザルはこれら2種とは違った種を利用していること、そしてアビシニアコロブスはグエノン3種と同じ種を利用しながら、違った部位を利用していることが明らかになった。

③葉の堅さ

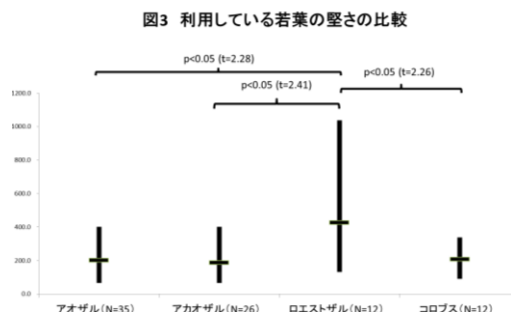
調査期間中に、調査対象4種のオナガザル科霊長類が利用していた若葉と成熟葉のうち、延べ37種40部位の葉の堅さを測定した。そして利用している葉の堅さの種間比較を行ったところ、アオザルとアカオザルが利用する葉は柔らかく、ロエストザルとアビシニアコロブスが利用する葉は堅いことが明らかになった（図2、五百部他 2013）。

図2 オナガザル科4種が利用している葉の堅さの比較（五百部他 2013より）



このうち若葉のみの比較では、ロエストザルのみが他の3種と比べて堅い若葉を利用していることが明らかになった（図3、五百部他 2013）。消化器官を特殊化させ、成熟葉を高頻度で利用することができるアビシニアコロブスも、若葉の利用に限れば、アオザルやアカオザルと同じく柔らかい若葉を利用していた。一方、ロエストザルは、アオザルやアカオザルと同じく若葉の利用割合が高いものの、これら2種とは違った種の堅い若葉を利用していた。

図3 オナガザル科4種が利用している若葉の堅さの比較（五百部他 2013より）



④考察

以上から、カリンズのアオザルとアカオザルは同じ種、同じ部位を利用することが多く、この2種の植物性食物は大幅に重複していることが明らかになった。先行研究において、この2種は高い混群率を示し、遊動域の重複度も高いことが明らかになっている (Go & Hashimoto 2010)。またこの2種は、調査対象の4種の中では相対的に系統的に近い。この2種が、どのように生態的分化を遂げているのかは今後の大きな課題である。

ロエストザルは他のグエノン2種とは種、部位とも重複が少ないことが明らかになった。この種が地上近くを利用することが多い (Tashiro 2006) ことが、アオザルやアカオザルと違う種を利用することを可能にしているのだろう。とくに若葉の利用割合が他のグエノン2種同様高いにも関わらず、ロエストザルは堅い若葉を利用していた。このような生態的特徴は、後述する顎や歯の形態学的特徴とよく一致する。ロエストザルはこれのようにして他のグエノン2種と生態的分化を遂げてきたのだろう。

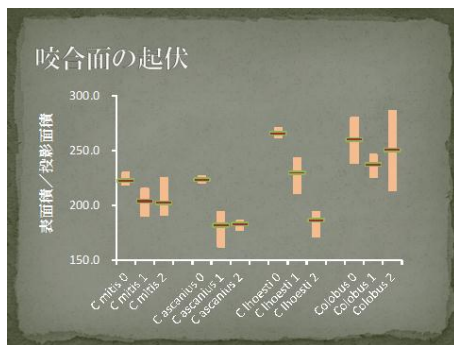
アビシニアコロブスは、種レベルでみるとグエノンとの食物の重複度が高かった。一方採食部位は大きく異なっていた。すなわち、グエノンが若葉を利用することが多いのに対して、アビシニアコロブスは成熟葉の利用が多いということが明らかになった。ただし、若葉に限ってみると、アオザルやアカオザルと同程度の柔らかい若葉を利用していた。アビシニアコロブスは、消化器官の特殊化とも相まって、ロエストザルとは違った堅い植物を利用する方向に進化してきたと考えられる。

(2) オナガザル科霊長類の形態学的特徴

①歯の形態

ウガンダ共和国カリンズ森林において調査対象となっているオナガザル科霊長類4種の下顎第二大臼歯の歯冠形態、とくに咬合面の起伏を解析した。その結果以下のことが明らかになった (図4、清水他 2012)。

図4 オナガザル科4種の咬合面の起伏 (清水他 2012 より)



アオザルとアカオザルの咬合面の起伏は小さかった。一方ロエストザルでは、咬合面の起伏が大きいものの咬耗が進むにつれて咬合面の起伏は小さくなっていった。さらにアビシニアコロブスでは、咬合面の起伏は大きく、咬耗が進行してもこの傾向に変化はなかった。

柔らかい若葉を食べることの多いアオザルやアカオザルに対して、堅い若葉の利用割合が高いロエストザルでは、咬耗しやすい食物に対する適応のために咬合面の起伏 (咬頭) が高くなった、あるいは咬頭が高くなった結果、堅い食物が食べられるようになった、のいずれかであると考えられた。それに対して堅い成熟葉の利用割合が高いアビシニアコロブスでは、ロエストザルとは違い咬耗が進行しても咬合面の起伏が大きく、ロエストザルとは違った戦略を取っていると考えられた。

②頭骨の形態

ウガンダ共和国カリンズ森林において調査対象となっているオナガザル科霊長類のうち、グエノン類3種の頭骨の形態を解析した。その結果、ロエストザルはアオザルやアカオザルと比べて臼歯列が相対的に大きく、咬合面積が大きくなっていることが明らかになった (図5、Koyabu et al 2010)。一方、頭蓋底長、相対下顎体高、相対下顎結合厚、相対下顎結合高についてはロエストザルとアオザルの間に有意な違いは認められなかった。このことから、葉食性の強い種は臼歯列が拡大するという仮説が支持された。

図5 アオザルとロエストザルの臼歯列 (Koyabu et al 2010 より)

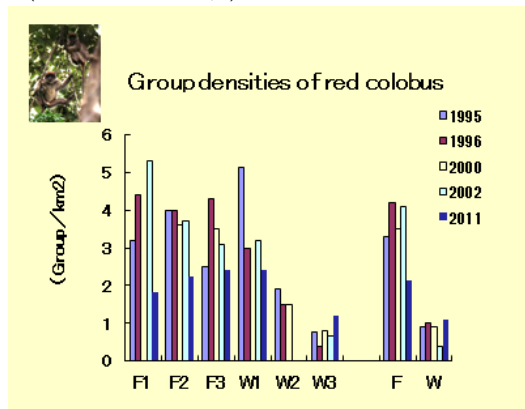


(3) タンザニア共和国マハレ山塊国立公園における野外調査

この科研費の調査期間中にマハレには一度しか訪れることができなかった。そこで現地調査では、1995年以來断続的に行っている中・大型哺乳類のセンサスを行い、アカコロブスやアカオザルといった調査対象となっているオナガザル科霊長類の概要を把握す

ることを目的にした。その結果、1990年代後半に比べアカオザルの生息密度は高くなっていること、チンパンジーに高頻度で狩猟されるアカコロブスも1990年代後半に比べ生息密度は減少していないこと(図6)、ブルーダイカーの生息密度は1990年代後半から一貫して増加しているのに対して、同じ偶蹄類のブッシュバックの生息密度は一貫して減少していること、といった点が明らかになった。

図6 アカコロブスの生息密度の経年変化 (Ihobe 2012より)



(4) コンゴ民主共和国ワンバにおける野外調査

この科研費の調査期間中にはオナガザル科霊長類の人づけが進まず、直接観察することは難しかった。そこで、オナガザル科霊長類ととくに果実をめぐる採食競合していると考えられ、人づけもできているピグミーチンパンジーの生態を中心に観察を行った。その結果、彼らの採食食物のリストや遊動パターン、また日常的な遊動単位であるパーティの構成等に関する資料を収集することができた。これらの資料をチンパンジーと比較したところ、ピグミーチンパンジーの方がパーティの凝集性が高く、雌雄ともに同じパーティで遊動していることが明らかになった。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計24件)

- ① 五百部裕 2013 日本人研究者によるアフリカにおける野生霊長類研究の過去、現在、そして未来. 生物科学 64 (2): 67-75. 査読有.
- ② Itoh N, Nakamura M, Ihobe H, Uehara S, Zamma K, Pintea L, Seimon A & Nishida T 2012 Long-term changes in the Social and Natural environments surrounding the Chimpanzees of the Mahale

Mountains National Park. In: (Plumptre AJ eds) Long Term changes in Africa's Rift Valley: impacts on biodiversity and ecosystems pp. 211-235. Nova Science Publishers. 査読有.

- ③ Furuichi T, Idani G, Ihobe H, Hashimoto C, Tashiro Y, Sakamaki T, Mulavwa BN, Yangozene K, Kuroda S 2012 Long-term studies on wild bonobos at Wamba, Luo Scientific Reserve, DR Congo: towards the understanding of female life history in a male-philopatric species. In: (Kappeler P, Watts D eds) Long-term field studies of primates pp. 413-433. Springer. 査読有.
- ④ Inoue E, Tashiro Y, Ogawa H, Inoue-Murayama M, Nishida T & Takenaka O 2013 Gene flow and genetic diversity of chimpanzees in Tanzanian habitats. Primate Conservation 26: 67-74. 査読有.
- ⑤ 田代靖子 2010 ウガンダ・カリンズ森林におけるブルーモンキー (*Cercopithecus mitis*) による肉食. 霊長類研究 26: 99-105. 査読有.
- ⑥ Furuichi T 2009 Factors underlying party size differences between chimpanzees and bonobos: A review and hypotheses for further study. Primates 50: 197-209. 査読有.

[学会発表] (計54件)

- ① 五百部裕・田代靖子・郷もえ・小藪大輔・清水大輔 2013年5月26日 オナガザル科霊長類の食物重複と食物の堅さ. 第50回日本アフリカ学会大会. 東京都.
- ② 五百部裕・田代靖子・郷もえ・小藪大輔・清水大輔 2012年11月4日 ウガンダ、カリンズ森林に生息するオナガザル科霊長類4種の食物重複. 第66回日本人類学会大会. 横浜市.
- ③ 清水大輔・田代靖子・橋本千絵・五百部裕 2012年11月4日 同所的に住むオナガザル科霊長類の歯冠形態と採食される葉の堅さ. 第66回日本人類学会大会. 横浜市.
- ④ Tashiro Y 2012年8月16日 Group fusion of l'Hoest's monkey (*Cercopithecus lhoesti*) in the Kalinzu Forest, Uganda. The XXIV Congress of the International Primatological Society, Cancun (Mexico).
- ⑤ Shimizu D & Ihobe H 2012年8月15日 Occlusal morphology of molar in

- sympatric cercopithecoids and fracture toughness of their diet. The XXIV Congress of the International Primatological Society, Cancun (Mexico).
- ⑥ Ihobe H 2012年8月14日 A further study of the impacts of chimpanzee hunting on the population of several mammal species at Mahale, Tanzania. The XXIV Congress of the International Primatological Society, Cancun (Mexico).
- ⑦ Hashimoto C, Sakamaki T, Mulavwa MN, Furuichi T 2012年8月14日 Hourly, daily, and monthly changes in the size and composition of parties of chimpanzees at Kalinzu and bonobos at Wamba. The XXIV Congress of the International Primatological Society, Cancun (Mexico).
- ⑧ 郷もえ・橋本千絵 2012年7月7日 ブルーモンキーとレッドテイルモンキーの混群形成と食物の類似性. 第28回日本霊長類学会大会. 名古屋市.
- ⑨ 五百部裕 2012年5月27日 タンザニア、マハレにおける哺乳類密度の経年変化. 第49回日本アフリカ学会大会. 吹田市.
- ⑩ 田代靖子 2011年7月17日 ウガンダ・カリンズ森林におけるロエストモンキー (*Cercopithecus lhoesti*) の群れの融合と群れ間関係. 第27回日本霊長類学会大会. 犬山市.
- ⑪ Ihobe H, Tashiro Y, Zamma K, Tsuji Y & Uehara S 2010年9月16日 Sympatric great apes and cercopithecids in the Mahale Mountains, Tanzania and the Kalinzu Forest, Uganda. The XXIII Congress of the International Primatological Society, Kyoto.
- ⑫ Tashiro Y, Furuichi T & Hashimoto C 2010年9月16日 Biomass of mammals and ecology of sympatric cercopithecines in chimpanzee habitat of the Kalinzu Forest, Uganda. The XXIII Congress of the International Primatological Society, Kyoto.
- ⑬ Koyabu DB, Endo H, Shimizu D, Hashimoto C, Furuichi T, Tashiro Y, Go M & Ihobe H 2010年9月14日 Food toughness and craniodental morphology in three sympatric guenon species in Kalinzu Forest, Uganda. The XXIII Congress of the International Primatological Society, Kyoto.
- ⑭ Furuichi T, Mulavwa MN & Hashimoto C 2010年9月14日 Comparison of food patch use and ranging pattern between

bonobos at Wamba and chimpanzees in the Kalinzu Forest. The XXIII Congress of the International Primatological Society, Kyoto.

- ⑮ 五百部裕・座馬耕一郎. 2009年7月19日 マハレの中大型哺乳類の生息密度の経年変化2. 第25回日本霊長類学会大会. 各務原市.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

五百部 裕 (IHOBE HIROSHI)
椋山女学園大学・人間関係学部・教授
研究者番号: 20252413

(2) 研究分担者

古市 剛史 (FURUICHI TAKESHI)
京都大学・霊長研・教授
研究者番号: 20212194
橋本 千絵 (HASHIMOTO CHIE)
京都大学・霊長研・助教
研究者番号: 40379011
清水 大輔 (SHIMIZU DAISUKE)
日本モンキーセンター・研究員
研究者番号: 60432332
田代 靖子 (TASHIRO YASUKO)
林原・類人猿研究センター・研究員
研究者番号: 60379013
辻 大和 (TSUJI YAMATO)
京都大学・霊長研・助教
研究者番号: 70533595